

CONCEPTOS BASICOS EN GENETICA CUANTITATIVA RELEVANTES AL
MEJORAMIENTO DE FRIJOL COMUN

Julia Komegay*

Introducción

los mejoradores de frijol están bien conscientes de que muchos de los caracteres que ellos están tratando de mejorar son de una naturaleza compleja y que la herencia de estos caracteres depende de los genes en muchos loci. Una revisión reciente de la genética del frijol por Singh (1988) resume la información disponible hasta el momento sobre los mecanismos genéticos en frijol. Es obvio, cuando se compara con otros cultivos como el maíz y la soya, que la información disponible sobre genética del frijol es limitada y que la investigación sobre los mecanismos genéticos que controlan muchos caracteres importantes del frijol es incompleta o no existe.

La mayor parte de los estudios genéticos cuantitativos se ha hecho sobre el rendimiento y los componentes del rendimiento del frijol (Coyne, 1968; Chung y Stevenson, 1933; Hamblin y Morton, 1977; Sarafe, 1978; Fooland y Bassiri, 1983; Zimmermann et al., 1984; Conti, 1985; Nienhuis y Singh, 1986, 1987; y otros). Otros estudios, sin embargo, también han mostrado que la resistencia al añublo bacteriano común (revisión de Beebe, 1988), Fusarium (Bocmstra y Bliss, 1977), Phythium (York et al., 1977) y pudriciones radicales causadas por Rhizoctonia (Dickson y Boettger, 1977), saltahojas Empoasca (Komegay y Temple, 1986), tolerancia a suelos de bajo contenido de fósforo (Fawole et al., 1982), cantidad y calidad de proteína de la semilla (Bliss y Brown, 1984), taninos de la semilla (Ma y Bliss,

* Fitomejorador Frijol, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

1978) y tiempo de cocción (Wassimi, 1986) también se heredan cuantitativamente; aunque en algunos casos, hay evidencias incompatibles respecto a los mecanismos genéticos responsables de la herencia del carácter y los resultados deben considerarse en el contexto de las líneas progenitoras elegidas para el estudio, el análisis genético empleado y las condiciones ambientales presentadas durante el estudio.

Con respecto a muchos otros caracteres de interés no se han publicado estudios genéticos formales, aunque la evidencia empírica de los viveros de mejoramiento sugiere que la resistencia al añublo de *Ascochyta*, al mosaico dorado del frijol, a la mustia hilachosa, a los barrenadores de vainas *Apion*, a la mosca africana, así como la fijación de nitrógeno en el frijol y los mecanismos genéticos de tolerancia a la sequía, también pueden ser controlados poligénicamente con niveles de bajos a moderadamente altos de heredabilidad.

Con el fin de que los mejoradores diseñen programas exitosos para mejorar los caracteres heredados cuantitativamente, es importante tener un conocimiento básico acerca del mecanismo genético que controla un carácter dado. El fin de este informe es definir en términos amplios la ciencia de la genética cuantitativa y su utilidad en el mejoramiento del frijol.

Genética Cuantitativa - Definiciones y Terminología

La genética cuantitativa trata aquellas diferencias entre los individuos de una población que son de una naturaleza continua, que varía imperceptiblemente de un extremo al otro. La herencia de las diferencias cuantitativas a menudo depende de las **diferencias de genes** en muchos loci, cuyos efectos no se pueden distinguir individualmente (Falconer, 1960; Sprague, 1966). Los caracteres generalmente se expresan en función de unidades métricas como longitud, peso, tiempo, o proporciones y por esto requieren un mayor uso de estadísticas en el análisis de datos.

La ciencia de la genética cuantitativa se basa en los principios de la genética clásica (o Mendeliana) (como segregación, interacción, vinculación y recombinación de genes) y extiende los principios revelados a través del estudio de categorías discretas, las cuales son relativamente insensibles al ambiente, al estudio de una variación continua que es muy sensible a la variación ambiental (Sprague, 1966; Mather y Jinks, 1977) . En términos más sencillos, cada uno de los genes que controlan un carácter heredado cuantitativamente sigue las mismas leyes de transmisión que los genes que afectan los caracteres cualitativos (o de un solo gen). Sin embargo, estamos tratando generalmente con muchos genes que ejercen pequeños efectos individuales y sólo cuando el conjunto completo de genes que controlan un carácter están presente en un individuo, es posible obtener la expresión máxima de un carácter.

Frecuencias Genéticas y Genotípicas

A través de los estudios de genética poblacional sabemos que las propiedades genéticas de una población de plantas son teóricamente expresables en función de las frecuencias genéticas y de las frecuencias genotípicas.

Frecuencias genéticas. La especificación de todos los alelos presentes en cada locus y los números (o proporciones) de los diferentes alelos en cada locus.

Frecuencias genotípicas. La frecuencia de un genotipo específico entre los individuos de una población.

En la vida real, sin embargo, no sabemos las frecuencias genéticas de un carácter cuantitativamente heredado en una población de plantas (por ejemplo una generación F_2) y las diferencias genotípicas son sólo cuantificables cuando estamos preocupados con un locus único cuando los genotipos se pueden distinguir fenotípicamente (es decir AA vs aa) o cuando

estamos midiendo las diferencias entre líneas altamente endógamas (Falconer, 1960). Así, uno puede preguntarse, ¿cómo es posible determinar el mecanismo genético de un carácter cuantitativamente heredado cuando las dos propiedades genéticas básicas de una población no son cuantificables? La respuesta a este interrogante reside en la ciencia de la genética cuantitativa aplicada.

Medias y Varianzas

Un carácter cuantitativamente heredado se puede describir en unidades métricas. La distribución de frecuencias de las unidades métricas usadas para describir el carácter se aproximará más o menos a una curva normal, donde las categorías discretas no son distinguibles. Al estudiar los caracteres métricos es, en consecuencia, posible usar la distribución normal de las unidades y aplicar el análisis estadístico apropiado. Se debe notar, sin embargo, que cuando la curva no se distribuye normalmente (oblicua hacia un lado o hacia el otro), entonces los datos se deben transformar para que la distribución se tome aproximadamente normal, (Steel y Torrie, 1980) para cumplir una de los supuestos básicos de los análisis de varianza.

Entonces, se pueden analizar los datos tomados como unidades métricas y se pueden determinar tres propiedades que describen una población: medias, varianzas y covarianzas. A través de la distribución de medias, varianzas y covarianzas, se puede obtener información en cuanto a la cantidad de variabilidad genética en una población y el tipo de acción genética involucrada.

Para interpretar los resultados generados a través del análisis de las unidades métricas, se necesita una comprensión básica de la acción genética. Para hacer ésto, deben definirse varios términos genéticos cuantitativos.

Valores Fenotípicos y Genotípicos

Un valor es la medición de un carácter y se expresa en unidades métricas.

El valor fenotípico, en consecuencia, es el valor observado cuando el carácter se mide en una familia o línea individual de plantas. Todas las observaciones (ya sea medias, varianzas, o covarianzas) se deben basar claramente en las mediciones del valor fenotípico.

Para analizar las propiedades genéticas de una población, el valor fenotípico tiene que dividirse en sus partes componentes atribuibles a diferentes causas.

$$P = G + E$$

donde P = valor fenotípico

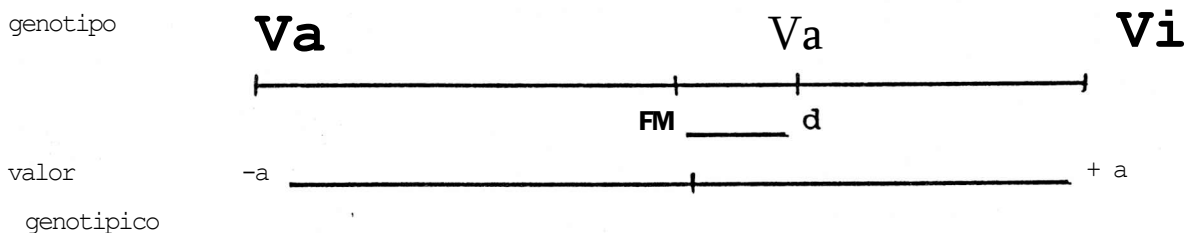
G = valor genotípico

E = desviación ambiental

El genotipo es el conjunto específico de genes que poseen una planta individual.

El valor genotípico entonces es la expresión métrica del genotipo. El valor genotípico = valor fenotípico cuando las desviaciones ambientales (positivas y negativas) suman cero a través del uso del diseño experimental apropiado y la repetición.

En la generación F_2 de un cruzamiento entre dos líneas endogámicas avanzadas, cada locus puede presentar uno de tres estados.



En este caso, el alelo A_1 aumenta la expresión de un carácter. (No implica dominancia como en la genética Mendeliana). Los valores genotípicos son +a y -a para los homocigotos y d para el heterocigoto. El valor de d depende del grado de dominancia. (Falconer, 1960. Nota: Mather y Jinks, 1977, usan un sistema de nomenclatura algo diferente para los valores genotípicos).

Teniendo este simple diagrama en mente, podemos usarlo para ayudar a explicar la acción genética total de un carácter cuantitativamente heredado. El valor genotípico se puede subdividir en 3 grupos básicos de acción genética.

$$G = A + D + I$$

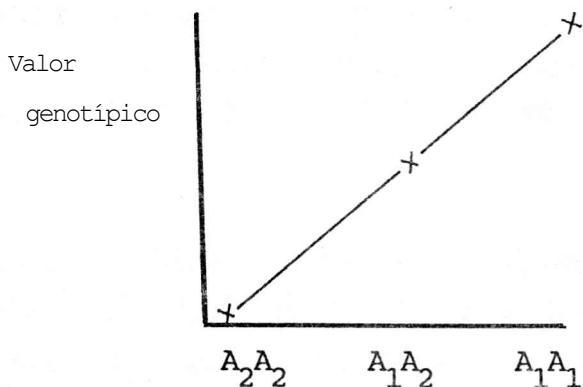
donde G = valor genotípico

A = efectos genéticos aditivos

D = desviaciones de dominancia

I = interacción o desviaciones epistáticas

Los efectos genéticos aditivos son aquellos que se deben a la acción genética mediante la cual los efectos sobre un carácter genético son mejorados por cada gen adicional, ya sea un alelo en el mismo locus o genes en diferentes loci. Primero consideramos los efectos genéticos aditivos y las desviaciones de aditividad en loci individuales.



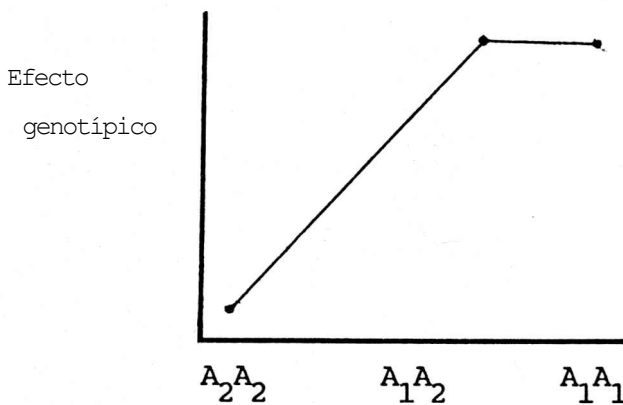
En este caso cada alelo adicional agrega un incremento igual al valor genotípico y el resultado forma una relación lineal. En otras palabras, lo que está presente en una posición alélica no ejerce efecto en la expresión en otra posición alélica. En consecuencia, en un locus dado, los genes que no muestran dominancia se dice que actúan aditivamente.

Ahora, con respecto a la variación continua, no podemos distinguir individualmente los genes que contribuyen a la expresión de un carácter cuantitativo. Si consideramos dos líneas homocigotas, el alejamiento de cada una de ellas del valor medio-progenitor reflejará la acción simultánea de todos los genes que afectan el carácter por el cual las líneas difieren. Si suponemos que los efectos de estos genes son simplemente aditivos, el alejamiento del progenitor medio será la suma de los varios valores de "a", uno de cada uno de los genes, tomando en cuenta el signo.

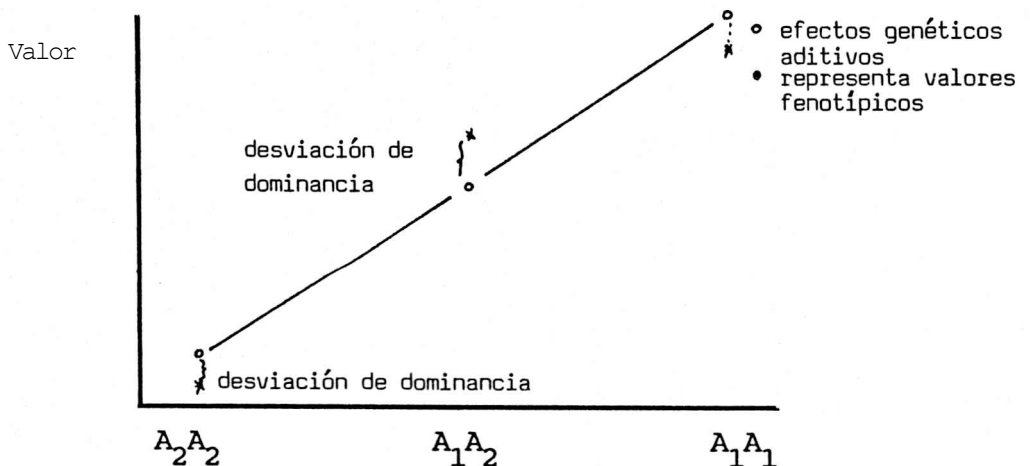
cuando estos dos individuos se cruzan, los genes de los dos individuos pasan a sus progenies. Por lo tanto, la transmisión de valor del progenitor a las progenies no puede estar determinada por el valor genotípico solamente, ya que los progenitores pasan sus genes y no sus genotipos a la próxima generación, creándose genotipos nuevos en cada generación. Para medir el valor de los genes, se necesita un concepto nuevo. Esto se llama el valor reproductivo. El valor reproductivo es el valor de los genes de un individuo, estimado por el valor medio de sus progenies. En consecuencia, cuando estimamos el valor reproductivo de un

individuo (es decir, una línea progenitora) estamos estimando el efecto promedio de un grupo de genes que la progenie recibió de un progenitor. O en otras palabras, la suma de los efectos promedios de genes sobre todos los alelos y loci.

La desviación de dominancia es la acción genética que se desvía de los efectos aditivos de tal manera que el heterocigoto es más similar a un progenitor que al otro. Es una propiedad de dominancia entre alelos en un locus y en términos estadísticos representa interacciones entre alelos, o interacciones intralocus. Si la acción genética dominante ocurre, entonces la relación en un solo locus sería cuadrática:



O considerada como una desviación de los efectos genéticos aditivos:



Los efectos genéticos de dominancia en cultivos autofecundados como el frijol son poco útiles. Sólo en los cultivos donde los híbridos se hacen fácilmente, y muestran una heterosis significativa, se pueden explotar los efectos genéticos de dominancia. En el frijol, los únicos efectos genéticos que podemos usar son los efectos genéticos aditivos (y aditivos x aditivos) porque el estado genético de una línea endogámica es de homocigocidad en todos los loci. En consecuencia, en mejoramiento buscamos la óptima combinación de los genes que se combinan aditivamente para mejorar cuantitativamente los caracteres heredados. Las líneas progeni toras con el mejor valor de mejoramiento, en consecuencia, son aquellas que pueden pasar a sus progenies un complemento superior de genes.

La interacción o desviación epistática ocurre cuando el valor genotípico puede contener una desviación adicional debido a la combinación no-aditiva cuando los alelos en un locus influyen en la expresión de los alelos en uno o más de otros loci. Tres clases de interacción son conocidas:

aditiva x aditiva
aditiva x dominante
dominante x dominante

En el mejoramiento y selección de un cultivo autógeno se puede aprovechar la acción genética de tipo aditiva x aditiva.

Para ser breves, remitimos a las personas interesadas en explicaciones más profundas sobre las desviaciones de interacción a los trabajos de Falconer (1960) y Mather y Jinks (1977).

Interpretación de la acción genética a través de medias y varianzas

El desarrollo de un programa efectivo de fitomejoramiento depende de la existencia de variabilidad genética. La cantidad de variación se mide y

se expresa en ineditas y varianzas. Los componentes de varianza son aquellos descritos para la acción genética, donde:

$$a^2 P = o^2 G + o^2 E$$

$$\text{and } a^2 G = a^2 A + o^2 D + o^2 I$$

la VA. varianza genética aditiva, es producto de los efectos aditivos de los genes en todos los loci segregantes. También se describe como la varianza de valores de mejoramiento y se considera el componente más importante de la varianza genética ya que es la principal causa de la similaridad entre familiares. En consecuencia, es la principal causa de las propiedades genéticas observables de una población que pueden ser seleccionadas (Falconer, 1960).

Para los mejoradores de frijol, el componente más importante de la varianza genética es la varianza genética aditiva, siendo las restantes (varianza genética no-aditiva y varianza ambiental) no fijables. Este desglosamiento nos da la proporción:

$$\frac{o^2 A}{o^2 P}$$

que es la heredabilidad de un carácter definido en el sentido estrecho

(h^2_{NS}) que considera sólo los efectos genéticos aditivos relativos al valor fenotípico. Las heredabilidades también se pueden definir en el sentido amplio (h^2_{BS})

$$\frac{o^2 G}{a^2 P}$$

aunque aquí, otras propiedades de la varianza genotípica también se pueden

expresar en el valor de heredabilidad calculado las cuales no pueden ser utilizadas por los mejoradores de frijol.

El tema de la heredabilidad se revisará en el informe sobre la herencia del añublo bacteriano común y, en consecuencia, no se detallará aquí. Sin embargo, es importante notar que la heredabilidad es una propiedad no sólo de un carácter, sino también de la población específica y de las circunstancias ambientales a las cuales los individuos se someten. Ya que el valor calculado de la heredabilidad depende de la magnitud de todos los componentes de la varianza genética, un cambio en cualquiera de éstos afectará la estimación. En consecuencia, cuando se indica un valor para la heredabilidad de un carácter dado se debe considerar que éste se refiere a una población específica en un conjunto específico de condiciones.

Diseños de Apareamiento para Estimar Mecanismos Genéticos en Caracteres Cuantitativos

Regresión progenie-progenitor

Las regresiones progenie-progenitor también se usan para determinar la heredabilidad de un carácter. Empezando con una población de referencia (es decir, la generación F_2), uno hace mediciones individuales de plantas para el carácter de interés (por ejemplo, rendimiento, resistencia a las enfermedades). La semilla se cosecha de las plantas evaluadas en la población y luego las mediciones se repiten en las progenies (es decir, las plantas F_3) de cada progenitor (individuo F_2).

Usando este procedimiento se puede determinar el grado de asociación entre los caracteres medidos en los progenitores y su progenie respectiva con un análisis de regresión. El Y (o valor dependiente) es la medición de la progenie y el X (o valor independiente) la medición de las plantas progenitoras. Se usa el modelo de regresión estándar de $Y_i = a + bX_i + e^{\wedge}$.

Deseamos hallar el valor calculado de b , que es la regresión de Y_i en X_i . Esto nos da una medida de la covarianza progenitor-progenie.

Para determinar ² la heredabilidad (h^2_{NS}), podemos calcularla usando dos métodos:

un progenitor-progenie

progenitor medio-progenie

$$h^2_{NS} = 2b = \frac{a^2 A}{a^2 P}$$

or

$$h^2_{NS} = b = \frac{a^2 A}{a^2 P}$$

En el caso de análisis progenitor medio-progenie, registramos las mediciones de caracteres en cada progenitor usado en los cruzamientos y hacemos la regresión de medición Y de la progenie sobre la media de las mediciones de los dos progenitores, X . Este método es más comúnmente usado en cultivos alógamos.

En cultivos autógamos, el valor b se debe corregir para representar el grado de relación (r_{XY}) entre el progenitor Y y su progenie X . Las correcciones fueron esbozadas por Smith y Kenman (1965).

Generación progenitor-progenie

r_{XY}

$h^2_{NS} = b^2 r_{XY}$

$F_1' F_2$

1/2

$b F_2' F_1$

$F_2' F_3$

3/4

$(2/3)b F_3, F_2$

$F_3' F_4$

7/8

$(4/7)b F_4, F_3$

$F_4' F_6$

15/16

$(8/15)b F_5, F_6$

$F_5' F_6$

31/32

$(16/32)b F_6, F_5$

De esta manera, las estimaciones de heredabilidad se toman más conservadoras cuando tenemos una autofecundación continua. La principal limitación es que se necesitan numerosos progenitores y progenies para obtener estimaciones con una precisión aún modesta (Falconer, 1960).

Análisis de inedias de generación (Gamble, 1962)

Se pueden obtener las estimaciones de parámetros genéticos usando un mínimo de seis generaciones derivadas del cruzamiento de dos líneas homocigotas. Las medias de generación usados son:

$$\overline{P_1} \quad \overline{P_2} \quad \overline{F_1} \quad \overline{F_2} \quad \overline{BCP_1} \quad \overline{BCP_2}$$

Las estimaciones de los efectos genéticos promedios (m), aditivos (a), de dominancia (d), aditivo x aditivo (aa), aditivo x dominancia (ad) y dominancia x dominancia (dd) se pueden calcular de los medias.

Las ventajas del Análisis de Medias de Generación son 1) se usan medias de generaciones que se puede medir con más precisión que las varianzas; 2) las generaciones son relativamente fáciles de preparar en cultivos autógamos; 3) el modelo se puede extender a patrones de herencia más complejos; y 4) el ligamiento genético no introduce sesgo en los efectos aditivos y de dominancia como sucede con las estimaciones de varianzas.

Las desventajas son 1) puede ocurrir la cancelación de los efectos aditivos positivos y negativos; 2) existen problemas potenciales de muestreo en las generaciones segregantes; 3) hay posibles efectos de borde cuando las generaciones tienen diferentes niveles de vigor; y 4) la información acerca de las medias no permite estimar la heredabilidad.

Para estimar los valores de heredabilidad, se han diseñado modificaciones del análisis de medias de generación (Warner, 1952; Mather y Jinks, 1977).

Análisis de dialelos

Los cruzamientos dialélicos se usan para describir un procedimiento en el cual un conjunto de líneas endogámicas se inter cruzan de una manera

dialélica. El análisis dialélico puede incluir o excluir el uso de progenitores, generaciones o F_1 y[^]; tampoco es necesario incluir híbridos recíprocos. Dependiendo del método de análisis elegido (Griffing, 1956). La acción genética se puede inferir de los resultados del análisis con varias restricciones impuestas en la interpretación.

La interpretación depende de si se usó un modelo al azar o fijo. En modelos fijos, los progenitores utilizados son los únicos genotipos en consideración y las estimaciones de los parámetros genéticos se aplican sólo a los genotipos incluidos en el estudio y no se pueden extender a una población hipotética de referencia. El modelo al azar incluye progenitores que son una muestra al azar de los genotipos de una población de referencia y la interpretación de los resultados se pueden extender a la población de referencia (Hallauer y Miranda, 1981).

En mejoramiento de frijol, estamos generalmente interesados en estudiar un conjunto específico de progenitores y, por lo tanto, las interpretaciones genéticas que podemos hacer se limitan a la estimación de los efectos generales de la capacidad de combinación (COG) y de los efectos de capacidad de combinación específica (CCE).

COG es el comportamiento promedio de los progenitores en combinación híbrida y es principalmente una medida de la variancia aditiva y/o digénica (que también puede incluir algo de varianza de dominancia y epistática).

CCE es la desviación (positiva y negativa) de los cruzamientos individuales del comportamiento promedio de sus líneas progenitoras y se considera como el resultado de los efectos de dominancia y epistáticos.

En el modelo fijo, el análisis dialélico proporciona considerable información acerca del conjunto fijo de progenitores usados en el estudio-información que puede ser útil para la selección de progenitores que tienen una buena capacidad de combinación general en una serie de

cruzamientos y una buena capacidad de combinación específica para pares específicos de progenitores.

La desventaja del diseño de cruzamiento dialélico es que es difícil evaluar un gran número de líneas progenitoras a causa del número de cruzamientos requerido y que no se puede hacer una estimación directa de los efectos genéticos.

Diseño II

El Diseño II fue desarrollado por Comstock y Robinson (1948) para estimar los componentes de la varianza genética con base en las covarianzas de los progenitores. A menudo se le llama "arreglo de cruzamiento factorial" y puede usar aproximadamente el doble de progenitores, en comparación con el cruzamiento dialélico, para hacer el mismo número de cruzamientos.

El arreglo de cruzamiento Diseño II se puede visualizar de esta manera:

		hembras			
		f1	f2	f3	fn
m	mi	P11	P12	P13	Pin
a	m2	P21	P22	P23	P2n
1	m3	P31	P32	P33	P3n
e	m4	P41	P42	P43	P4n
s	mm 1 .	Pm1	Pm2	Pm3	Pmn

Las estimaciones de CCG y CCE se pueden hacer con base en los datos así como las estimaciones de σ^2A ya² D.

Calculando la covarianza esperada de los conjuntos de medio-hermanos paternos (MHP) de los conjuntos de medio-hermanos maternos (MHM), dos fórmulas se pueden derivar cuando se han utilizado líneas endogámicas

paternas:

$$\text{COV(MHM)} = a^2m = (1/2) a^2 A$$

$$\begin{aligned} \text{COV(MHP)} &= \sigma^2 f = (1/2) a^2 A \\ a^2mf &= a^2 D \end{aligned}$$

Como tenemos dos conjuntos de progenitores en el Diseño II, tenemos dos estimaciones independientes de $a^2 A$ y una estimación independiente de $a^2 D$.

Otros diseños

Otros diseños de cruzamiento también se pueden usar para estimar los mecanismos genéticos en los caracteres cuantitativamente heredados. Sin embargo, muchos de los otros diseños (por ejemplo Diseños I y III) todavía no se han usado para frijol. Las estimaciones de las varianzas genéticas también se pueden obtener de cruzamientos triples y dobles y del uso de líneas endogámicas sin selección. Hallauer y Miranda (1981) dan descripciones exhaustivas de diseños de cruzamiento para caracteres cuantitativos. Aunque sus ejemplos se refieren al maíz, las ideas en la mayoría de casos se pueden ajustar a los cultivos autógamos.

Ganancia obtenida con la selección

El fin primario para la obtención de estimaciones de los parámetros genéticos es proporcionar normas para el desarrollo de programas de mejoramiento y para predecir las futuras ganancias de la selección. La ganancia de la selección se puede calcular usando el valor calculado h^2NS :

$$GS = (X_s - \bar{X}) \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_p}$$

donde: \bar{X}_s = promedio de los individuos seleccionados, y
 \bar{X} = promedio simple de la población

Cuando la selección se practica entre familias en lugar de entre individuos es necesario modificar la fórmula.

$$GS \text{ (familias)} = \frac{(\bar{X}_s - \bar{X})^2}{2a^2 p}$$

La selección cambia las frecuencias genéticas y las frecuencias genotípicas en una población. Sin embargo, para los caracteres complejos, como aquellos afectados por muchos loci con efectos pequeños, las varianzas genéticas probablemente cambiarían muy lentamente con la selección. Si éste es el caso, especialmente para los caracteres de baja heredabilidad, es improbable que haya cambios drásticos en las varianzas con la selección y las estimaciones de varianza en las poblaciones originales pueden servir para hacer predicciones durante varios ciclos de selección.

Conclusión

Este informe ha intentado proporcionar un breve resumen de los conceptos básicos de la genética cuantitativa. Nuestro principal énfasis ha sido la explicación de la acción genética que se puede interpretar mediante la manipulación estadística de medias, varianzas y covarlanzas. Se describen varios diseños de cruzamiento que han sido usados por los mejoradores de frijol para estudiar los caracteres cuantitativos. la ciencia de la genética cuantitativa, sin embargo, es mucho más compleja de lo que puede resumir este informe. No se han tratado aquí temas importantes como la heterosis, las interacciones genotipo x ambiente y los efectos del ligamiento genético y nos permitimos remitir a las personas interesadas en explorar estos temas a las referencias citadas al final del

informe.

El máximo objetivo de un mejorador de frijol es producir variedades que son superiores de alguna manera a aquellas que ya se producen comercialmente. Para realizar esto, el mejorador debe crear un programa de mejoramiento que le permita producir y reproducir genotipos que representen, hasta que sea posible, la óptima combinación de genes para una zona específica. La información referente a la variación que existe en la población de mejoramiento es de importancia fundamental para la planeación de dicho programa. El estudio de la varianza genética y de la heredabilidad puede ayudar a los mejoradores a responder estos interrogantes:

1. ¿Hay suficiente variabilidad presente para permitir el mejoramiento?
2. ¿Qué tan exhaustivas deben ser las pruebas para identificar progenitores superiores o poblaciones superiores?
3. ¿Qué poblaciones o líneas en el germoplasma son las más promisorias?
4. ¿Qué procedimiento de mejoramiento producirá más rápida y eficientemente niveles aceptables de mejoramiento?

Para los caracteres con una heredabilidad alta, los esquemas de mejoramiento de pedigrí pueden ser efectivos en la identificación y selección de progenies superiores. Para los caracteres con una heredabilidad baja, sin embargo, la selección de generación temprana probablemente será ineficiente y el mejorador arriesga la pérdida de las pocas progenies superiores que pueden encontrarse en el extremo final de la curva de distribución. Para los caracteres de baja heredabilidad, se recomienda emplear estrategias de mejoramiento masal, haciendo selecciones individuales en generaciones relativamente avanzadas cuando el genotipo de los individuos está en un estado más homocigoto y la varianza causada por

los efectos genéticos aditivos es la principal causa de la diferencia entre los genotipos.

Bibliografía

- Beebe, S. 1988. La genética cuantitativa en Phaseolus vulgaris: el ejemplo de la resistencia a Xanthomonas campestris pv. phaseoli. Memorias del Taller Internacional de Mejoramiento Genético de Frijol, Nov. 7-12, 1988. Cali, Colombia, 1988.
- Bliss, F.A. and J.W.S. Brown. 1984. Breeding carrañón bean for improvement of quantity and quality of seed protein. Plant Breeding Rev. 1984 pp 59-96.
- Boomstra, A.G. and F.A. Bliss. 1977. Inheritance of resistance to Fusarium solani f. sp. phaseoli in beans (Phaseolus vulgaris L.) and breeding strategies to transfer resistance. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 102: 186-188.
- Chung, J.H. and E. Stevenson. 1973. Diallel analysis of the genetic variation in some quantitative traits in dry beans. N.Z.J. Agric. Res. 16:223-231.
- Comstock, R.E. and H.F. Robinson. 1948. The components of genetic variation in populations of biparental progenies and their use in estimating average degree of dominance. Biometrics 4:254-266.
- Conti, L. 1985. Conclusive results of a selection programme for obtaining a dwarf bean (Ph. vulgaris) resistant to some viruses and characterized by agronomic qualities. Genet. Agr. 39:51-63.
- Coyne, D.P. 1968. Correlation, heritability, and selection of yield components in field beans, Phaseolus vulgaris L. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 93:388-396.
- Dickson, M.H. and M.A. Boettger. 1977. Breeding for múltiple root rot resistance in snap beans. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 102:373-377.
- Falconer, D.S. 1960. Introduction to Quantitative Genetics. Longman House, UK. p. 340.

- Fawole, I, W.H. Gabelman, G.C. Gerloff and E.V. Nordheim. 1982. Heritability of efficiency in phosphorus utilization in beans (Phaseolus vulgaris L.) grown under phosphorus stress. J. Am. Soc. Hort. Sci. 107:94-97.
- Foolad, M.R. and A. Bassiri. 1983. Estimates of combining ability, reciprocal effects and heterosis for yield and yield components in a common bean diallel cross. J. Agric. Sci., Camb. 100:103-108.
- Gamble, E.E. 1962. Gene effects in corn (Zea mays L.) 1. Separation and relative importance of gene effects for yield. Canad. J. Plant Sci. 42:339-347.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel Crossing systems. Austral. J. Biol. Sci. 9: 463-493.
- Hamblin, J. and J.R. Morton. 1977. Genetic interpretations of the effects of bulk breeding on four populations of beans (Phaseolus vulgaris L.). Euphytica 26:75-83.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa. p. 468.
- Komegay, J.L. and S.R. Temple. 1986. Inheritance and combining ability of leafhopper defense mechanisms in common bean. Crop Sci. 26:1153-1158.
- Ma, Y. and F.A. Bliss. 1978. Tannin content and inheritance in common bean. Crop Sci. 18:201-204.
- Mather, K. and J.L. Jinks. 1977. Introduction to Biometrical Genetics. Cornell Univ. Press, p. 231.
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1986. Combining ability analyses and relationships among yield, yield components, and architectural traits in dry bean. Crop Sci. 26:21-27.
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1988. Genetics of seed yield and its components in common bean (Phaseolus vulgaris L.) of middle-American origin. I. General combining ability. Plant Breeding 101:143-154.

- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1988. Genetics of seed yield and its components in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) of middle-American origin. II. Genetic variance, heritability and expected response from selection. *Plant Breeding* 101:155-163.
- Sarafi, A. 1978. A yield-component selection experiment involving American and Iranian cultivars of the common bean. *Crop Sci.* 18:5-7.
- Singh, S.P. 1990. Bean Genetics. In *Common beans: research for crop improvement*. (Eds. A. v. Schoonhoven and O. Voysest). CIAT, Cali, Colombia. In press.
- Smith, J.D. and M.L. Kinman. 1965. The use of parent-offspring regression as an estimator of heritability. *Crop Sci.* 5:595-596.
- Sprague, G.F. 1966. Quantitative genetics in plant improvement. In *Plant Breeding* (ed. K.J. Frey) Iowa State Univ. Press, Iowa. pp 315-354.
- Steel, R.G.D. and J.H. Torrie. 1980. *Principles and Procedures of Statistics*. 2nd ed. McGraw-Hill Book. Co, N.Y. p. 633.
- Warner, J.N. 1952. A method for estimating heritability. *Agron. J.* 44:427-430.
- Wassimi, N.N. 1986. Genetic analyses of cooking time, nutritional and culinary quality in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). Diss. Abstr. 46:2137B.
- York, D.W, M.H. Dickson and G.S. Abawi. 1977. Inheritance of resistance to seed decay and pre-emergence damping-off in snap beans caused by *Thythium ultimum*. *Plant Dis. Rep.* 61:285-289.
- Zimmermann, M.J.O., A.A. Rosielli, J.W. Waines and K.J. Foster. 1984. A heritability and correlation study of grain yield, yield components and harvest index of common bean in solé crop and intercrop. *Field Crops Res.* 9:109-118.